

干旱与施氮对苹果叶片解剖结构及水力特性的影响

刘思宇¹ 史淑月² 薛浩¹ 吕英忠³ 黄军保³ 张拥兵³ 代永欣¹ 王林^{1*}

(1. 山西农业大学林学院, 山西 晋中 030800; 2. 河北农业大学, 河北 保定 071000;
3. 山西农业大学果树研究所, 山西 晋中 030800)

摘要: 目前关于水分、氮素及其互作如何影响苹果 *Malus domestica* Borkh. 叶片水力性状的机制尚不明确。本研究以3年生‘丹霞’苹果苗为试验材料, 设置控水和施肥的双因素处理试验, 解析干旱与施氮及其交互作用对叶片解剖结构和水力特性的影响。结果表明: 在正常供水条件下, 中氮和高氮处理的导管直径、导管壁厚度、导管脆弱性指数均显著高于低氮, 但叶脉导管的抗塌陷指数显著低于低氮; 在干旱条件下, 中氮和高氮处理的导管直径、导管壁厚度、叶脉比导水率、脆弱性指数均显著低于低氮, 但导管抗塌陷指数显著高于低氮。以上结果表明, 施氮对苹果叶片水力结构与抗旱性的影响因水分条件而异。正常供水条件下施氮有利于叶片提升水分输导效率和形态保水能力; 而干旱下施氮则更有利于提高水力安全性, 但不利于叶片形态上的保水。因此, 在苹果养分管理中, 干旱条件下应控制施氮量, 以避免叶片抗旱能力下降。

关键词: 水分胁迫; 氮添加; 苹果; 抗旱性; 木质部解剖; 水力特性

中图分类号: S761.1; S725.5; S661.1 文献标识码: A 文章编号: 2097-5279(2026)02-0075-08

DOI: 10.27035/j.cnki.issn2097-5279.20260209

Effects of drought stress and nitrogen application on anatomical structure and hydraulic traits of apple leaves

Liu Siyu¹ Shi Shuyue² Xue Hao¹ Lyu Yingzhong³ Huang Junbao³ Zhang Yongbing³ Dai Yongxin¹ Wang Lin^{1*}

(1. College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030800, China; 2. Hebei Agricultural University, baoding 071000, China;
3. Institute of Pomology, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030800, China)

Abstract: The mechanisms by which water, nitrogen, and their interaction affect leaf hydraulic traits of apple (*Malus domestica* Borkh.) remain unclear. In this study, Three-year-old 'Danxia' apple seedlings were subjected to a two-factor experiment with water and fertilizer manipulation to analyze the effects of drought, nitrogen application, and their interaction on leaf anatomical and hydraulic characteristics. The results showed that under well-watered conditions, the vessel diameter, vessel wall thickness, and vessel vulnerability index in leaf veins were significantly higher under medium and high nitrogen treatments than under low nitrogen treatment, whereas the vessel anti-collapse index was significantly lower under medium and high nitrogen than under low nitrogen. Under drought conditions, the vessel diameter, vessel wall thickness, vein-specific hydraulic conductivity, and vulnerability index were significantly lower under medium and high nitrogen than under low nitrogen, while the vessel anti-collapse index was significantly higher under medium and high nitrogen than under low nitrogen. These results indicate that the effects of nitrogen application on leaf hydraulic architecture and drought resistance of apple depend on water availability. Under well-watered conditions, nitrogen supply enhances leaf water transport efficiency and morphological water retention capacity. In contrast, under drought conditions, nitrogen application favors hydraulic safety but reduces morphological water retention capacity. Therefore, in apple nutrient management, nitrogen application should be controlled under drought stress to avoid reducing leaf drought resistance.

Keywords: water stress; nitrogen addition; *Malus domestica*; drought resistance; xylem anatomy; hydraulic trait

收稿日期: 2025-10-28; 修回日期: 2026-02-12。

基金项目: 山西省基础研究计划项目(202403021221079, 202403021221081)。

* 通信作者: 王林(E-mail: lwanger@163.com), 教授。

引文格式: 刘思宇, 史淑月, 薛浩, 等. 2026. 干旱与施氮对苹果叶片解剖结构及水力特性的影响[J]. 树木医学, 3(2): 75-82.

Liu S Y, Shi S Y, Xue H, *et al.* 2026. Effects of drought stress and nitrogen application on anatomical structure and hydraulic traits of apple leaves[J]. Tree Health, 3(2): 75-82.

施用氮肥可以增强农林植物光合作用,促进植物营养生长、产量提升和品质改善(陈坤, 2018; Lawlor, 2002),然而关于施氮对植物抗旱性的影响仍存在争议。部分研究表明,充足的氮有利于增强植物的干旱适应性(He and Dijkstra, 2014);而另一些研究则认为,施用氮肥会导致养分或离子平衡失调,进而加剧植物在干旱胁迫下的脆弱性(Guo et al., 2023)。在全球气候变化加剧的背景下,干旱影响范围持续扩大、严重程度日趋加剧(Chen et al., 2025),但目前对于干旱与施氮的交互作用对植物影响的认识较为有限,制约了干旱及季节性干旱区科学施用氮肥(Gessler et al., 2017)。

水分平衡是树木生长、生产力形成和逆境下存活的基础,而树木的水力结构直接影响其水分平衡(Torres-Ruiz et al., 2024)。树木水力特性主要包括水分输导效率和水力安全性两个方面,二者均与树木的水力结构密切相关。其中,导管直径和导管密度是决定树木水分输导效率的两个主要因素(Gleason et al., 2016);导管的水力安全性则受导管壁厚度及纹孔结构、纹孔膜特征等多个因素影响(Hacke et al., 2004; Kaack et al., 2021)。苹果 *Malus domestica* Borkh. 的水力结构表现出显著的环境适应性,在深层土壤水分长期匮乏的生境中,其木质部导管壁逐渐增厚,进而增强抗栓塞能力;同时,导管直径和密度无明显变化,以维持整体水力安全(Wang et al., 2024)。在其他果树中,如梨 *Pyrus bretschneideri* Rehder、柑橘 *Citrus reticulata* Blanco 等,水力性状对水分胁迫也表现出类似的调控策略,反映了果树水力结构的保守性与可塑性(Hernandez-Santana et al., 2025)。已有研究表明,添加氮可增加茎木质部导管直径,进而提高水分输导效率(Ye et al., 2022),但同时降低了抗栓塞能力(Levionnois et al., 2022)。目前,关于施氮对叶片水力结构影响的研究较为有限(Scoffoni et al., 2014),干旱与施氮的交互作用如何调控树木水力结构的机制尚不明确。因此,研究叶片水力结构的形态特征及导水功能对施氮与干旱的响应,有助于全面理解干旱、施氮及其交互作用对树木的影响。

苹果是我国北方地区种植面积最大、产量最高的果品(赵德英等, 2016),氮肥的合理施用是促进树木生长、提升产量和品质的核心管理措施之一(王新泉等, 2023)。本研究以黄土高原地区主栽苹果品种‘丹霞’ *Malus domestica* ‘Danxia’ 为研究对象,通过设置不同水分与施氮量的双因素处理试验,系统分析水分状况与施氮对苹果叶片解剖结构和水力特

性的影响,明确干旱与施氮对水分输导速率和安全性的调控作用,旨在阐明干旱与施氮及其交互作用对苹果苗木水力特性的影响及其与解剖结构可塑性的关系,为苹果园水分与氮素高效管理提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地

试验地位于山西农业大学果树研究所(山西省晋中市太谷区, 112°50'03"E, 37°34'40"N),海拔 845 m,年平均气温 8~10 °C,全年太阳辐射总量约 5 100 MJ·m⁻²。

1.2 试验材料

试验选用 3 年生‘丹霞’苹果嫁接苗,砧木为八棱海棠 *Malus × robusta* (CarriŠre) Rehder。苗木生长健壮,株高和地径(嫁接口上方 1 cm 处)均一,分别为(101.5 ± 12.3) cm 和(16.03 ± 1.82) mm,于 2022 年 4 月定植于直径 35 cm、深 40 cm 的控根容器中。栽培基质按本地园土:草炭:腐熟牛粪:珍珠岩=2:3:1:1 的比例混合配制,其理化性质如下:有机质 44.50 g·kg⁻¹、全氮 0.54 g·kg⁻¹、有效磷 45.10 mg·kg⁻¹、速效钾 485.00 mg·kg⁻¹,pH 值为 7.85。

1.3 试验设计

于 2023 年 4 月,选取 36 株长势基本一致的苗木,均匀排列于透明避雨大棚内。采用双因素完全随机设计的方法,设置 2 种水分处理:正常供水(土壤体积含水量 25%~30%)和干旱胁迫(土壤体积含水量 10%~15%);3 个施氮水平处理:低氮(尿素 0 g/株)、中氮(尿素 20 g/株)和高氮(尿素 60 g/株)(刘洋等, 2013),共 6 个处理组合(低氮+正常供水;中氮+正常供水;高氮+正常供水;低氮+干旱;中氮+干旱;高氮+干旱)。每个处理各 6 株,尿素于 4—6 月份分 3 次等量施入。

1.4 指标测定

1.4.1 叶片解剖结构测定

2023 年 8 月,每株随机采集 6 片健康的向阳面成熟叶片,剪取叶片中部包含主脉的部分,参照贺冰等(2014)的方法制作石蜡切片。试验方法如下:将福尔马林-乙酸-乙醇混合液(Formalin-Aceto-Alcohol, FAA)固定液处理后的叶片经梯度酒精脱水、透明、浸蜡与包埋,随后进行切片、脱蜡,再用 1% 番红溶液与 1% 阿尔新蓝进行双重染色,最后经脱水并封片。使用滑动切片器(Leica RM2245, Leica Biosystems, Wetzlar, Germany)切片,每个处理的每个重复制作 6 个切片。选取包含中脉木质部的区域,使用光学显微镜(Zeiss Axio Imager A1, Carl Zeiss Inc., Oberkochen, Germany)在 100×和 400×下观察并拍照。使用明美显

显微数码测量分析系统(MShot Image Analysis System)测量叶片的导管直径、密度、面积占比、导管壁厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度、栅栏组织与海绵组织的比值、上下表皮厚度和叶片厚度等指标。其中,测定叶脉木质部导管特征时,拍照须覆盖木质部全部区域,测量其中所有导管的直径和面积;计算导管密度和导管面积占比时,所使用的照片与测量导管直径的照片为同一组照片,导管密度计算时统计整个叶脉木质部单位面积内导管的数量和横截面面积。导管相关指标(直径、壁厚度)测定的导管总数不少于200个,导管密度、面积占比、组织厚度类的指标各测定不少于6个样本。导管直径、导管密度和导管面积占比的计算公式如下:

$$D = \sqrt{4A/\pi} \quad (1)$$

$$\text{导管密度} = \text{导管的数量}/\text{横截面面积} \quad (2)$$

$$\text{导管面积占比}(\%) = \frac{\text{导管总面积}}{\text{横截面木质部面积}} \times 100 \quad (3)$$

式中: D 为导管直径(μm); A 为所测量的每个导管的横切面面积。

1.4.2 计算比导水率、导管抗塌陷指数和脆弱性指数

导水率(K_{hp})使用 Hagen-Poiseuille 公式(Tyree and Ewers, 1991)计算:

$$K_{\text{hp}} = \sum_{i=1}^n \frac{\pi \rho}{8\eta} r_{\text{lum}}^4 \quad (4)$$

式中: K_{hp} 为导水率($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$); ρ 为水在 20 °C 时的密度($998.205 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$); η 为水在 20 °C 时的粘滞系数,取值 $1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa} \cdot \text{s}$; r_{lum} 为木质部第 i 个导管的水力半径; n 为导管个数($n \geq 200$)。其中水力半径(r_{lum})通过等面积圆法获得, r_{lum} 近似地按同木质部导管腔横截面面积相等的圆的半径计算得出(Davis et al., 1999)。

比导水率(K_s)的计算公式如下:

$$K_s = K_{\text{hp}}/A_{\text{xyt}} \quad (5)$$

式中: K_s 为比导水率($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$); A_{xyt} 为中脉横切面上所取视野范围番红染色深红色的木质部组织总面积(mm^2)。

导管抗塌陷指数(resistance to collapse index, RCI)计算公式如下:

$$RCI = (t/b)^2 \quad (6)$$

式中: t 为导管双壁的厚度(μm); b 为相邻较大导管的直径(μm)。

木质部对栓塞(即导管中形成气穴从而阻断水流)的抵抗能力,可用脆弱性指数(vulnerability index,

VI)衡量(Carlquist, 1977),计算公式(Tyree et al., 1994)如下:

$$VI = d_{\text{lum}}/D_v \quad (7)$$

式中: d_{lum} 为导管腔直径(μm); D_v 为导管密度($\text{n} \cdot \text{mm}^{-2}$)。脆弱性指数虽源于枝条研究,但目前已广泛应用于叶片水力安全性评估(Scoffoni et al., 2014)。

1.5 数据处理

使用 SPSS 26.0 进行数据统计分析,使用 One-way ANOVA 分析测定指标的差异显著性,并用邓肯(Duncan)检验进行多重比较,显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。利用双因素方差分析,比较水分条件、施氮量及其交互作用对苹果叶片解剖结构和水力特性的影响;使用 Sigmaplot 14.0 作图。

2 结果与分析

2.1 干旱与施氮对苹果叶片解剖结构的影响

在正常供水条件下,随着施氮量的增加,叶脉导管直径、导管密度、导管面积占比、导管壁厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、下表皮厚度、叶片厚度均呈增加趋势。除导管密度和下表皮厚度外,高氮和中氮处理的其余指标均显著高于低氮处理($P < 0.05$);高氮处理的导管壁厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织与海绵组织比例、上表皮厚度、叶片厚度显著高于中氮处理($P < 0.05$)。在干旱条件下,随着施氮量的增加,导管直径、导管壁厚度、上表皮厚度、下表皮厚度均呈下降趋势,高氮和中氮处理的导管直径、导管密度、导管壁厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、下表皮厚度、叶片厚度均显著低于低氮处理($P < 0.05$)。与正常供水比较,干旱显著增加了叶脉的导管密度($P < 0.05$),显著降低了不同施氮处理的导管直径、导管面积占比和导管壁厚度($P < 0.05$)。详见表1。

干旱处理对叶片解剖结构所有指标的影响均达到显著性水平($P < 0.05$);除导管面积占比($P=0.181$)、下表皮厚度($P=0.056$)、栅栏组织与海绵组织的比值($P=0.344$)、叶脉比导水率($P=0.951$)外,施氮处理对其余指标的影响均达到显著性水平;除导管密度($P=0.088$)外,干旱与施氮的交互作用对其余指标的影响均达到显著性水平($P < 0.05$)。详见表2。

2.2 干旱与施氮对苹果叶片水力特性的影响

干旱与施氮对苹果叶片水力特性的影响结果如图1所示。正常供水条件下,高氮处理的叶脉比导水率略高于低氮处理,但无显著差异;中氮和高氮处理的叶脉导管抗塌陷指数显著低于低氮处理($P < 0.05$),

表 1 干旱与施氮的交互作用对苹果叶片解剖结构的影响

Tab. 1 Effects of interaction between drought and nitrogen application on leaf anatomical structure of apple

指标 Index	正常+低氮 Well-watered+ No nitrogen addition	正常+中氮 Well-watered+ Medium nitrogen addition	正常+高氮 Well-watered+ High nitrogen addition	干旱+低氮 Water-stressed+ No nitrogen addition	干旱+中氮 Water-stressed+ Medium nitrogen addition	干旱+高氮 Water-stressed+ High nitrogen addition
导管直径/ μm Vessel diameter	15.62 $\pm$ 3.69 b	17.27 $\pm$ 2.89 a	17.57 $\pm$ 3.98 a	13.21 $\pm$ 2.51 c	11.81 $\pm$ 2.78 d	10.01 $\pm$ 1.72 e
导管密度/($\text{n}\cdot\text{mm}^{-2}$) Vessel density	3 136.14 $\pm$ 224.62 c	3 570.37 $\pm$ 235.68 c	3 591.86 $\pm$ 214.54 c	5 149.04 $\pm$ 693.71 b	6 015.44 $\pm$ 546.75 a	6 401.53 $\pm$ 391.69 a
导管面积占比/% Vessel area proportion	54.44 $\pm$ 3.19 b	58.68 $\pm$ 5.45 a	58.99 $\pm$ 5.53 a	49.37 $\pm$ 3.58 c	47.89 $\pm$ 3.53 c	48.15 $\pm$ 3.83 c
导管壁厚度/ μm Vessel wall thickness	1.68 $\pm$ 0.50 c	1.78 $\pm$ 0.28 b	2.12 $\pm$ 0.49 a	1.55 $\pm$ 0.21 d	1.48 $\pm$ 0.10 e	1.45 $\pm$ 0.18 e
栅栏组织厚度/ μm Palisade tissue thickness	84.45 $\pm$ 15.02 c	88.57 $\pm$ 14.02 b	103.58 $\pm$ 21.87 a	89.95 $\pm$ 11.35 b	71.65 $\pm$ 8.06 d	73.55 $\pm$ 21.06 d
海绵组织厚度/ μm Sponge tissue thickness	99.68 $\pm$ 17.25 c	107.49 $\pm$ 15.84 b	115.17 $\pm$ 20.60 a	112.54 $\pm$ 12.52 a	90.35 $\pm$ 11.47 d	104.82 $\pm$ 29.06 b
栅栏组织和海绵组织的比值 Ratio of fence tissue to sponge tissue	0.87 $\pm$ 0.23 b	0.85 $\pm$ 0.20 bc	0.92 $\pm$ 0.22 a	0.81 $\pm$ 0.13 c	0.81 $\pm$ 0.15 c	0.72 $\pm$ 0.16 d
上表皮厚度/ μm Upper epidermal thickness	11.81 $\pm$ 2.17 a	10.98 $\pm$ 2.08 bc	12.14 $\pm$ 2.13 a	11.34 $\pm$ 1.78 b	11.14 $\pm$ 1.52 bc	10.79 $\pm$ 1.65 c
下表皮厚度/ μm Lower epidermal thickness	9.56 $\pm$ 1.44 b	9.83 $\pm$ 1.68 ab	9.91 $\pm$ 1.84 a	9.75 $\pm$ 1.24 ab	9.21 $\pm$ 1.21 c	8.84 $\pm$ 1.21 d
叶片厚度/ μm Blade thickness	205.5 $\pm$ 23.87 d	216.88 $\pm$ 19.68 c	240.8 $\pm$ 35.42 a	223.59 $\pm$ 18.21 b	182.36 $\pm$ 12.68 f	198.01 $\pm$ 47.39 e

注: 同行不同小写字母表示同一指标在不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Notes: Different lowercase letters in the same trade indicated significance difference of the same index among different treatments ($P<0.05$).

表 2 干旱与施氮及交互作用对苹果叶片解剖结构和水力特性的影响

Tab. 2 Results of two-way ANOVA on the effects of drought stress, nitrogen addition, and their interaction on leaf cross-sections and hydraulic traits of apple

指标 Index	<i>P</i>			指标 Index	<i>P</i>		
	干旱 Water- stressed	氮添加 Nitrogen addition	干旱+ 氮添加 Water-stressed $\times$ nitrogen addition		干旱 Water- stressed	氮添加 Nitrogen addition	干旱+ 氮添加 Water-stressed $\times$ nitrogen addition
导管直径 Vessel diameter	0.000***	0.004**	0.000***	上表皮厚度 Upper epidermal thickness	0.000***	0.001**	0.000***
导管密度 Vessel density	0.000***	0.000***	0.088	下表皮厚度 Lower epidermal thickness	0.000***	0.056	0.000***
导管面积占比 Vessel area proportion	0.000***	0.181	0.003**	叶片厚度 Blade thickness	0.000***	0.000***	0.000***
导管壁厚度 Vessel wall thickness	0.000***	0.000***	0.000***	叶脉比导水率 Leaf vein specific hydraulic conductivity	0.000***	0.951	0.001**
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.000***	0.000***	0.000***	叶脉导管抗塌陷指数 Leaf vein resistance to collapse index	0.000***	0.019**	0.000***
海绵组织厚度 Sponge tissue thickness	0.000***	0.000***	0.000***	叶脉导管脆弱性指数 Leaf vein vulnerability index	0.000***	0.001**	0.000***
栅栏组织和海绵组织的比值 Ratio of fence tissue to sponge tissue	0.000***	0.344	0.000***				

注: *** $P<0.001$, ** $P<0.01$, * $P<0.05$ 。
Notes: *** $P<0.001$, ** $P<0.01$, * $P<0.05$.

中氮和高氮处理间差异不显著。随着施氮量的增加, 叶脉导管脆弱性指数呈增加趋势, 高氮处理的叶脉导管脆弱性指数显著高于低氮处理 ($P<0.05$)。

在干旱条件下, 中氮和高氮处理的叶脉比导水率显著低于低氮处理 ($P<0.05$)。随着施氮量增加, 叶脉导管抗塌陷指数呈上升趋势, 而叶脉导管脆弱

性指数呈下降趋势。干旱条件下, 叶脉导管抗塌陷指数和叶脉导管脆弱性指数在不同施氮处理间差异显著 ($P<0.05$)。

低氮水平下, 干旱对叶脉比导水率无显著影响; 但中氮和高氮处理, 叶脉比导水率显著降低 ($P<0.05$)。低氮水平下, 干旱显著降低了叶脉导管的抗

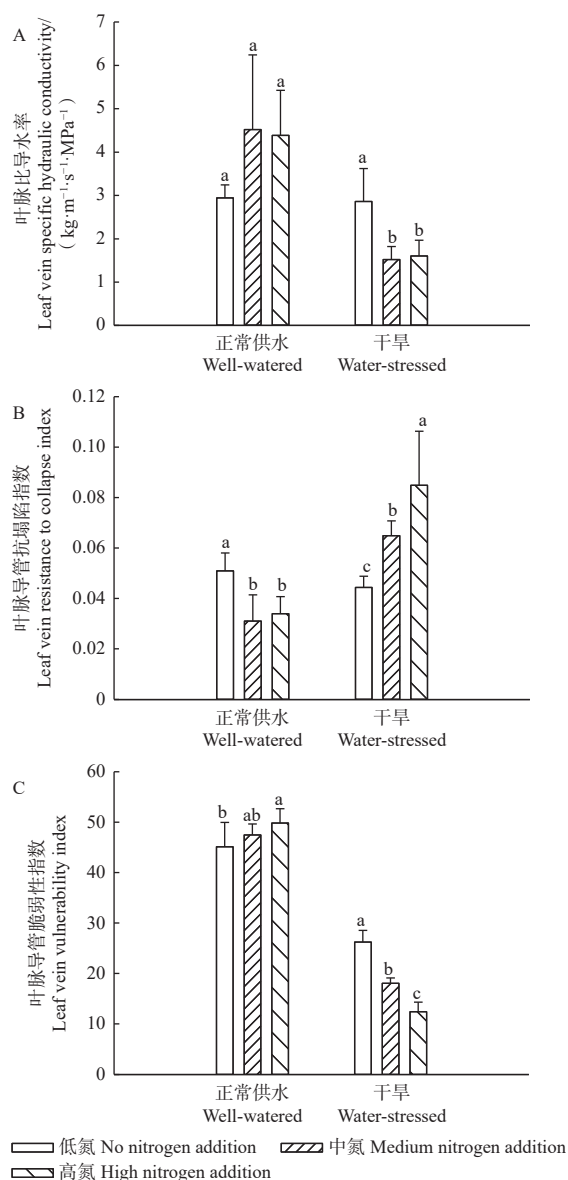


图1 干旱与施氮对苹果叶片水力特性的影响

Fig. 1 Effects of drought and nitrogen application on leaf hydraulic traits of apple

注: A. 干旱与施氮对苹果叶脉比导水率的影响; B. 干旱与施氮对苹果叶脉导管抗塌陷指数的影响; C. 干旱与施氮对苹果叶脉导管脆弱性指数的影响。不同小写字母表示同一指标在不同施氮处理间差异显著($P < 0.05$)。

Notes: A. Effects of drought and nitrogen application on vein-specific hydraulic conductivity of apple leaves; B. Effects of drought and nitrogen application on the collapse resistance index of apple leaf veins; C. Effects of drought and nitrogen application on the vessel vulnerability index of apple leaf veins. Different small letters indicated significance difference of the same index among different nitrogen application treatments ($P < 0.05$).

塌陷指数($P < 0.05$); 高氮水平下, 干旱显著提升了叶脉导管的抗塌陷指数($P < 0.05$)。3种氮素水平下, 干旱均显著降低了叶脉导管的脆弱性指数。

干旱处理对叶脉比导水率、叶脉导管抗塌陷指数、叶脉导管脆弱性指数的影响均达到显著性水平

($P < 0.05$); 施氮处理对叶脉导管抗塌陷指数、叶脉导管脆弱性指数的影响均达到显著性水平($P < 0.05$) (表2)。

3 讨论

3.1 干旱与施氮对苹果叶片解剖结构和水分输导效率的影响

已有研究对树木形态解剖结构进行分析表明, 木质部发育过程受到干旱的抑制(Farooq et al., 2023)。在干旱条件下, 树木木质部的导管更窄(郑勤莹等, 2021), 进而降低了水分输导速率(Arend et al., 2011); 施氮促进木质部导管直径增加, 有利于提升水分输导能力(Cernusak et al., 2009)。这可能与施氮和干旱影响木质部细胞及次生细胞壁的形成有关(Fromm, 2010), 但二者的共同作用对木质部导管的影响尚不明确(Gessler et al., 2017)。本研究结果表明, 正常供水条件下, 随着施氮量增加, 叶脉导管直径增大, 叶脉的水分输导效率提高; 但干旱条件下, 施氮量增加, 则导致叶脉导管直径减小, 导管密度增加。在正常供水条件下, 施氮提高了苹果叶脉的比导水率, 干旱条件下则抑制其比导水率。已有研究表明, 在干旱条件下, 植物导管密度的增加, 一定程度上弥补了导管数量减少造成的影响(Lens et al., 2013; 张富崇等, 2023)。本研究结果表明, 施氮和干旱均增加了叶脉导管密度, 但比导水率的大小与导管直径的关系更为密切。正常供水下施氮, 导管直径增大, 导水效率提升, 有利于获取光合碳、提升用于生长的水分供应能力; 而干旱下施氮, 导管直径减小, 有利于优先维持水力安全, 但限制了水分供应速率, 这可能是干旱下施氮抑制树木生长的重要水力机制。

本研究结果表明, 在正常供水条件下, 叶脉木质部的导管直径增大、密度增加, 植物的根、茎中的相关研究有类似结果(李冬林等, 2019; 洪梓明等, 2020; 张富崇等, 2023)。这主要是因为正常供水条件下施氮, 叶片主脉木质部导管部分的面积占比增大。本研究中, 中氮和高氮条件下, 导管面积占比较低氮增加了7.79%和8.36%。水分充足时, 充足的氮素营养可能促进叶脉导管直径增大并增加导管数量, 使导管部分的增长幅度超过木质部其他部位, 如薄壁细胞、纤维细胞(Renström et al., 2024)。施氮后导管直径增大、密度增加, 进而提升了木质部的水分输导能力, 这可能是施氮促进植物地上部分生长的重要原因。但这一结果仍需更多树种和树体其他部位的试验验证。

3.2 干旱与施氮对苹果叶脉木质部水力安全性的影响

干旱通常导致导管直径减小,进而降低水分输导速率,但同时可降低逆境下导管气穴栓塞的风险,有利于树木维持水力安全(Choat et al., 2012)。本研究中,正常供水条件下施氮,叶脉导管的脆弱性指数增加,这不利于叶片在干旱条件下维持叶脉水力结构,进而影响叶片的水分状况和气孔导度(Scoffoni et al., 2017);而在干旱条件下,随着施氮量的增加,叶脉导管的脆弱性指数降低,表明叶脉的水力结构稳定性增强,进而为叶脉下游叶肉细胞提供更稳定的水分供应(Scoffoni et al., 2023)。

导管壁厚度影响树木水力安全,较厚的导管壁有利于维持水力安全(Hacke et al., 2001)。本研究中,正常供水条件下,随着施氮量的增加,叶脉导管壁厚度增加,但同时导管直径增大,二者共同作用导致树木脆弱性指数增加。

已有研究表明,除木质部气穴栓塞外,叶脉导管抗塌陷指数也是影响叶片水力结构的重要因素。干旱条件下,叶片水势降低,木质部导管在极度负压下塌陷,进而抑制植株水分输导(Cochard et al., 2004; Zhang et al., 2023)。本研究结果显示,在正常供水条件下,施氮量增加,叶脉导管更容易塌陷;而在干旱条件下,施氮量增加,叶脉导管具有更强的抗塌陷能力。这可能是由于干旱条件下施氮,导管壁厚度降低,导管直径减小。而导管直径减小对抗塌陷指数的影响更大,导致导管抗塌陷能力增强,有利于干旱条件下叶脉维持导水功能(Jacobsen et al., 2005)。

3.3 干旱与施氮对苹果叶肉部分保水能力的影响

叶片的水力结构分为导管部分和导管外叶肉细胞部分,水力安全性主要通过导管特征(如导管壁厚度和直径)影响抗栓塞能力,而形态保水与叶片厚度和组织结构相关。通常情况下,叶片厚度增加,尤其是叶表皮和栅栏组织厚度的增加会提升叶片的保水能力,有利于叶片抗旱(许慧慧等, 2023; 李本末等, 2025)。本研究结果显示,正常供水条件下施氮后,叶片栅栏组织厚度、海绵组织厚度、下表皮厚度和叶片厚度均有所增加,在形态上更有利于叶片抗旱保水;而干旱条件下施氮后,以上指标均显著降低,不利于叶片抗旱(Galmés et al., 2007; Bucci et al., 2013)。

综上所述,干旱条件下施氮,叶片虽通过增强导管结构抗性提升了水力安全,但叶片变薄,整体形态保水能力下降。这表明在干旱环境中,叶片抗旱性取决于水力安全与组织储水能力的协同,二者间的权衡可能最终影响植株在持续干旱下的存活能力。

4 结 论

本文研究了干旱与施氮对苹果叶片的解剖性状和水力特性的影响。研究结果表明:正常供水条件下,施氮有利于提高叶片木质部导管部分导水效率以及叶片形态的保水能力;干旱条件下,施氮虽能增强叶片导管部分的水力安全性,但不利于叶片形态保水能力的维持。在苹果养分管理中,正常供水条件下,可适量增施氮肥以促进水分供应能力和生长;而在干旱条件下,过量施氮将导致叶片保水能力下降,进而导致抗旱能力下降。

参 考 文 献

- 陈坤. 2018. 植物氮素高效吸收研究进展[J]. 安徽农业科学, 46(26): 31–33.
- Chen K. 2018. Research advances on nitrogen uptake in plant[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 46(26): 31–33. (in Chinese)
- 贺冰, 李志岗, 郝晓娟, 等. 2014. 植物材料快速石蜡制片方法[J]. 植物学报, 49(2): 203–208.
- He B, Li Z G, Hao X J, et al. 2014. A new technique of fast paraffin sectioning in plant tissues[J]. Chinese Bulletin of Botany, 49(2): 203–208. (in Chinese)
- 洪梓明, 邢亚娟, 闫国永, 等. 2020. 长白山白桦山杨次生林细根形态特征和解剖结构对氮沉降的响应[J]. 生态学报, 40(2): 608–620.
- Hong Z M, Xing Y J, Yan G Y, et al. 2020. Response of fine root morphology and anatomical structure of *Betula platyphylla* and *Populus davidiana* natural secondary forest to nitrogen deposition in Changbai Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 40(2): 608–620. (in Chinese)
- 李本末, 陈宇炜, 王冬, 等. 2025. 极端干旱区不同生境优势灌木叶片解剖结构特征及其影响因素[J]. 应用生态学报, 36(8): 2370–2378.
- Li B M, Chen Y W, Wang D, et al. 2025. Leaf anatomical structure of dominant shrubs and their influencing factors across habitats in hyper-arid region[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 36(8): 2370–2378. (in Chinese)
- 李冬林, 王火, 江浩, 等. 2019. 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. 生态学报, 39(24): 9089–9100.
- Li D L, Wang H, Jiang H, et al. 2019. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Emmenopterys henryi* seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 39(24): 9089–9100. (in Chinese)
- 刘洋, 张健, 陈亚梅, 等. 2013. 氮磷添加对巨桉幼苗生物量分配和 C: N: P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 37(10): 933–941.
- Liu Y, Zhang J, Chen Y M, et al. 2013. Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on biomass allocation and C: N: P stoichiometric characteristics of *Eucalyptus grandis* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 37(10): 933–941. (in Chinese)
- 王新泉, 于四海, 杨莉莉, 等. 2023. 不同水肥用量对梨树枝条及果实生长量的影响[J]. 北方园艺(4): 9–15.
- Wang X Q, Yu S H, Yang L L, et al. 2023. Effects of different amounts of water and fertilizer on the growth of branches and fruits of pear trees[J]. Northern Horticulture, (4): 9–15. (in Chinese)

- 许慧慧, 刘肖娟, 王孟珂, 等. 2023. 文冠果不同种质资源的叶片解剖结构分析及抗旱性评价[J]. *浙江农林大学学报*, 40(2): 348–355.
- Xu H H, Liu X J, Wang M K, *et al.* 2023. Leaf anatomical structure and evaluation of drought resistance of different germplasm resources of *Xanthoceras sorbifolium*[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 40(2): 348–355. (in Chinese)
- 张富崇, 于明含, 何莹莹, 等. 2023. 毛乌素沙地降水格局变化对油蒿木质部解剖特征的影响[J]. *生态学报*, 43(16): 6661–6669.
- Zhang F C, Yu M H, He Y Y, *et al.* 2023. Influence of changing precipitation patterns on the xylem anatomical characteristics of *Artemisia ordosica* in Mu Us Sandy Land[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 43(16): 6661–6669. (in Chinese)
- 赵德英, 袁继存, 徐锴, 等. 2016. 近 10 年来国内外苹果产销分析[J]. *中国果树*(3): 87–93.
- Zhao D Y, Yuan J C, Xu K, *et al.* 2016. Analysis of apple production and marketing at home and abroad in recent 10 years[J]. *China Fruits*, (3): 87–93. (in Chinese)
- 郑勤莹, 张国帅, 赵彬清, 等. 2021. 不同坡位水曲柳木质部解剖特征及其与气候关系[J]. *应用生态学报*, 32(10): 3428–3436.
- Zheng Q Y, Zhang G S, Zhao B Q, *et al.* 2021. Xylem anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica* and relationship with climate in different slope positions[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 32(10): 3428–3436. (in Chinese)
- Arend M, Kuster T, Gunthardt-Goerg M S, *et al.* 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*)[J]. *Tree Physiology*, 31(3): 287–297.
- Bucci S J, Scholz F G, Peschiutta M L, *et al.* 2013. The stem xylem of Patagonian shrubs operates far from the point of catastrophic dysfunction and is additionally protected from drought-induced embolism by leaves and roots[J]. *Plant, Cell & Environment*, 36(12): 2163–2174.
- Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach[J]. *American Journal of Botany*, 64(7): 887–896.
- Cernusak L A, Winter K, Turner B L. 2009. Physiological and isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) responses of three tropical tree species to water and nutrient availability[J]. *Plant, Cell & Environment*, 32(10): 1441–1455.
- Chen L Z, Brun P, Buri P, *et al.* 2025. Global increase in the occurrence and impact of multiyear droughts[J]. *Science*, 387(6731): 278–284.
- Choat B, Jansen S, Brodribb T J, *et al.* 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 491(7426): 752–755.
- Cochard H, Froux F, Mayr S, *et al.* 2004. Xylem wall collapse in water-stressed pine needles[J]. *Plant Physiology*, 134(1): 401–408.
- Davis S D, Sperry J S, Hacke U G. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing[J]. *American Journal of Botany*, 86(10): 1367–1372.
- Farooq T H, Yasmeen S, Shakoor A, *et al.* 2023. Xylem anatomical responses of *Larix gmelinii* and *Pinus sylvestris* influenced by the climate of Daxing' an mountains in Northeastern China[J]. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1095888.
- Fromm J. 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition[J]. *Tree Physiology*, 30(9): 1140–1147.
- Galmés J, Flexas J, Savé R, *et al.* 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: Responses to water stress and recovery[J]. *Plant and Soil*, 290(1/2): 139–155.
- Gessler A, Schaub M, McDowell N G. 2017. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery[J]. *New Phytologist*, 214(2): 513–520.
- Gleason S M, Westoby M, Jansen S, *et al.* 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species[J]. *New Phytologist*, 209(1): 123–136.
- Guo Y, Wang Y F, Chen H, *et al.* 2023. Nitrogen supply affects ion homeostasis by modifying root Casparian strip formation through the miR528-LAC3 module in maize[J]. *Plant Communications*, 4(4): 100553.
- Hacke U G, Sperry J S, Pittermann J. 2004. Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes[J]. *American Journal of Botany*, 91(3): 386–400.
- Hacke U G, Sperry J S, Pockman W T, *et al.* 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure[J]. *Oecologia*, 126(4): 457–461.
- He M Z, Dijkstra F A. 2014. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis[J]. *New Phytologist*, 204(4): 924–931.
- Hernandez-Santana V, Sebastian-Azcona J, Rodriguez-Dominguez C M, *et al.* 2025. Physiological traits combination shapes common strategies of water and carbon use regulation across fruit tree species[J]. *Physiologia Plantarum*, 177(3): e70295.
- Jacobsen A L, Ewers F W, Pratt R B, *et al.* 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance[J]. *Plant Physiology*, 139(1): 546–556.
- Kaack L, Weber M, Isasa E, *et al.* 2021. Pore constrictions in intervessel pit membranes provide a mechanistic explanation for xylem embolism resistance in angiosperms[J]. *New Phytologist*, 230(5): 1829–1843.
- Lawlor D W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems[J]. *Journal of Experimental Botany*, 53(370): 773–787.
- Levionnois S, Kaack L, Heuret P, *et al.* 2022. Pit characters determine drought-induced embolism resistance of leaf xylem across 18 Neotropical tree species[J]. *Plant Physiology*, 190(1): 371–386.
- Lens F, Tixier A, Cochard H, *et al.* 2013. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3): 287–292.
- Renström A, Choudhary S, Gandla M L, *et al.* 2024. The effect of nitrogen source and levels on hybrid aspen tree physiology and wood formation[J]. *Physiologia Plantarum*, 176(1): e14219.
- Scoffoni C, Albuquerque C, Buckley T N, *et al.* 2023. The dynamic multifunctionality of leaf water transport outside the xylem[J]. *New Phytologist*, 239(6): 2099–2107.
- Scoffoni C, Sack L, Ort D. 2017. The causes and consequences of leaf hydraulic decline with dehydration[J]. *Journal of Experimental Botany*, 68(16): 4479–4496.
- Scoffoni C, Vuong C, Diep S, *et al.* 2014. Leaf shrinkage with dehydration: Coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance[J]. *Plant Physiology*, 164(4): 1772–1788.

- Torres-Ruiz J M, Cochard H, Delzon S, *et al.* 2024. Plant hydraulics at the heart of plant, crops and ecosystem functions in the face of climate change[J]. [New Phytologist](#), 241(3): 984–999.
- Tyree M T, Davis S D, Cochard H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution; is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction?[J]. [IAWA Journal](#), 15(4): 335–360.
- Tyree M T, Ewers F W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants[J]. [New Phytologist](#), 119(3): 345–360.
- Wang X, Fan Y L, Yan M F, *et al.* 2024. Direct characterization of deep soil water depletion reveals hydraulic adjustment of apple trees to edaphic changes[J]. [Agricultural and Forest Meteorology](#), 348: 109932.
- Ye J Y, Tian W H, Jin C W. 2022. Nitrogen in plants: From nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation[J]. [Stress Biology](#), 2: 4.
- Zhang Y J, Hochberg U, Rockwell F E, *et al.* 2023. Xylem conduit deformation across vascular plants: An evolutionary spandrel or protective valve?[J]. [New Phytologist](#), 237(4): 1242–1255.